

INDEPENDÈNCIA DE LA DEAMBULACIÓ I LA DEFECACIÓ EN UN CAMP OBERT POC ATEMORIDOR, POSADA DE MANIFEST EN UN ESTUDI GENERACIONAL

M.A. MARTÍ I CARBONELL*

A. GARAU I FLORIT**

L. GARCIA I SEVILLA***

J.L. PÉREZ I MOURELO***

RESUMEN

El principal objetivo del presente trabajo ha sido poner en evidencia la independencia de la deambulaci3n y la defecaci3n en un campo abierto poco atemorizador, mediante un estudio generacional. Los sujetos experimentales que formaban una nueva generaci3n eran descendientes de padres seleccionados por puntuaciones extremas de deambulaci3n. Cruzando entre s3 los sujetos con m3s altas puntuaciones en deambulaci3n y, a su vez, los de m3s bajas puntuaciones, obten3amos dos l3neas con caracter3sticas de deambulaci3n distintas. Un an3lisis de la evoluci3n de la caracter3stica defecaci3n, muestra la independencia de esta medida con la deambulaci3n.

ABSTRACT

The main purpose of the present paper has been to make evident that ambulation and defecation scores in a low-frightening open field are inde-

* Departament de Psicologia de la Salut, Unitat de Psicobiologia, Universitat Aut3noma de Barcelona.

** Departament de Psicologia de l'Educaci3n, Unitat de Psicologia B3sica, Universitat Aut3noma de Barcelona.

*** Departament de Farmacologia i de Psiquiatria, Unitat de Psicologia M3dica, Universitat Aut3noma de Barcelona.

pendent. Subjects with highest and lowest expression of the ambulation character are selected. Mating like with like will tend to increase the mean score in subsequent generations giving two lines: high and low ambulator ones. The effect of ambulation upon the level of defecation is analyzed. The results showed that ambulation measure is independent to defecation one.

El mètode de la cria selectiva és un dels més usats en els treballs de psicogenètica duts a terme amb animals. S'ha emprat amb animals de laboratori des de ratolins, rates, gossos i, fins i tot, simis (SOUMI, 1983). Mitjançant aquest mètode podem accentuar o disminuir l'expressió d'una característica que interessa l'experimentador, sempre i quan el tret en qüestió tingui algun tipus de control genètic.

Molts estudis han posat de manifest la determinació genètica de la conducta en el camp obert (CO) en rosegadors. Els treballs de COBURN (1922) varen ser els pioners en aquest camp. Tanmateix, uns dels estudis més importants en la selecció de trets psicològics varen ser els de HALL (1938, 1940, 1941, 1951), qui usà el test CO per obtenir mesures de reactivitat emocional en la rata mitjançant la defecació en aquest test. L'activitat mesurada per la deambulació ha estat un altre tret estudiat: DE FRIES, GERVAIS i THOMAS (1978) varen aconseguir un èxit notable seleccionant l'activitat en el CO en ratolins, i anteriorment altres treballs demostraren l'existència d'un control genètic en aquesta característica. CARR i WILLIAMS (1957) varen fer un estudi amb tres soques de rates i asseguraren que l'activitat exploratòria de la rata està sota control genètic. THOMPSON i FULLER (1957), i HARRINGTON (1972) indicaren que la deambulació en el CO és una característica fisiològico-constitucional. Finalment, BROADHURST (1957) estudià l'evolució de la deambulació en les dues línies seleccionades per reactivitat emocional (defecació en el CO), i en un treball posterior demostrà que hi havia una resposta a la selecció en defecació que correlacionava amb la resposta de la deambulació, la qual cosa indicava una relació genètica entre aquests dos trets (BROADHURST, 1975).

Els estudis d'adopció duts a terme amb les soques BALB/c i D57BL/6, i en especial aquells que fan ús de trasplantaments per tal de separar els efectes intrauterins dels sòcio-ambientals, han posat en relleu que no hi ha efectes maternals postnatsals ni en activitat ni en defecació (PLOMIN, DE FRIES i MCCLEARN, 1980).

En el nostre laboratori s'ha estat treballant des de l'any 1972 en la recerca d'un anàleg de l'extraversió dels humans en rates. BROADHURST (1966) usà la defecació al CO com un índex de la reactivitat emocional de la rata (anàleg al neuroticisme dels humans), i considerà la deambulació com una mesura secundària d'aquest tret, ja que generalment deambulació i defecació correlacionen negativament (GRAY, 1979; ZUCKERMAN, 1984) quan s'usa el CO estandarditzat per BROADHURST (1957). Malgrat tot, anàlisis factorials (ROYCE, 1977; WHIMBEY i DENENBERG, 1967) i estudis genètics han establert la relativa independència de l'exploració i la por (dos trets dels quals depèn la conducta al CO, ZUCKERMAN, 1984).

Una gran quantitat de treballs duts a terme en el nostre laboratori (vegeu GARCIA, 1984) han posat de manifest que, en determinades circumstàncies, la deambulació es mostra independent de la defecació. GARCIA (1974) formulà la hipòtesi que la deambulació en un CO poc atemoridor (55 dB enfront del 78 dB en el test de Broadhurst) seria índex d'activitat exploratòria i, per tant, una mesura anàloga a l'extraversió dels humans. Una bona quantitat de treballs posteriors han anat confirmant aquesta hipòtesi.

L'intent del present treball ha estat fer evident, mitjançant una «manipulació genètica», aquella independència de les dues variables i, per tant, aportar noves dades que, en el seu cas, ampliarien el suport a la hipòtesi de Garcia.

A partir d'una població de rates no seleccionades ni per deambulació ni per defecació, elegirem els subjectes amb més alta deambulació per una banda, i els de més baixa deambulació per l'altra. Extremant aquesta característica, observariem l'evolució de la defecació, és a dir, si es mostraven independents una de l'altra o no.

MÈTODE I PROCEDIMENT

Subjectes

Els subjectes de la generació paterna foren 63 rates albines (26 mascles i 37 femelles) obtingudes, com a subjectes especialment per a aquest experiment, d'una primitiva soca Sprague-Dawley. Fins a obtenir aquests subjectes de la generació paterna, els aparellaments s'havien anat fent evitant al màxim la consanguinitat, per tal d'assegurar una gran hetero-

geneïtat, pel que fa al tret a estudiar, en el moment d'iniciar el procés de selecció.

Les successives generacions es formaven a partir dels pares seleccionats per les seves puntuacions en deambulació. A la Taula I s'indica el nombre i sexe dels animals que constituïen aquestes generacions successives, i el nombre i sexe dels seleccionats per a donar la següent generació.

TAULA I

NOMBRE I SEXE DE LES GENERACIONS SUCCESSIVES

Generació	Nombre de subjectes de cada generació			Nombre de subjectes seleccionats					
	Total	Mascles	Femelles	Línia deambuladora			Línia no deambuladora		
				Total	Mascles	Femelles	Total	Mascles	Femelles
Pre-paterna	26	9	17						
Paterna	63	26	37	20	10	10	20	10	10
F ₁	92	43	49	20	10	10	20	10	10
F ₂	104	60	44	20	10	10	20	10	10

Camp obert (CO)

Era format per una superfície cilíndrica de fusta pintada de blanc, que tenia 81,5 cm de diàmetre i 33,5 cm d'alçària, i per una planxa circular de fusta recoberta de fòrmica color arena, que feia de base del cilindre. Aquesta planxa estava dividida en 19 parts, totes de la mateixa superfície, mitjançant tres circumferències concèntriques i radis pintats de color negre.

A 1,2 m d'alçària hi havia un llum de 200 W que il·luminava el camp.

Per tal de disposar d'un test menys atemoridor que el de Broadhurst, aquest es passava en silenci. Només se sentia la fressa de l'aire condicionat (55dB) que ja normalment sentien els animals des de les seves pròpies gàbies. La prova es passava quatre dies consecutius i durant dos minuts.

Aparellaments

Immediatament després de l'últim dia de test, es quantificava la deambulació i defecació totals (suma dels quatre dies) de cada subjecte i s'anotava també el nombre de dies que l'animal havia miccionat durant el temps que durava el test. Del conjunt de subjectes de cada generació, seleccionàvem els animals amb puntuacions extremes de deambulació: els deu mascles i les deu femelles més deambuladors, i els deu mascles i les deu femelles menys deambuladors, dels quals obtindríem la generació següent.

En contra de la decisió presa per BROADHURST (1960), de fer aparellaments germà \times germana, per tal d'aconseguir amb més rapidesa la puresa de la soca, nosaltres vàrem optar per fer aparellaments entre no germans, vist el mal resultat (caiguda de la fertilitat, per exemple) obtingut per Broadhurst.

TAULA II

CONDICIONS AMBIENTALS ESTANDARDITZADES

Dies	Manipulació	Nombre de Ss per gàbia	Dieta
-2 a -5	Retirar pares	Una femella prenyada	Dieta cria* Aigua <i>ad lib.</i>
0 (naixement)	Anotar nomb. Ss nascuts	Mare i cries	Ídem
21	Detecció del sexe Nomb. Ss i sexe	5 germans del mateix sexe	Dieta manteniment* Aigua <i>ad lib.</i>
50	—	3 germans del mateix sexe	Ídem
99-100	Test CO	Ídem	Ídem
103-104	Pesar	Ídem	Ídem

* Dieta dels Laboratoris Panlab

Control ambiental

Per tal que el tret que anàvem a seleccionar no vingués emmascarat per variables externes, tots els subjectes experimentals varen ser sotmesos a un procediment estàndard (Taula II). Una vegada deslletats els subjectes i separats per sexes, les gàbies eren posades alternativament: una de mascles, la següent de femelles, i així successivament, per tal d'igualar qualsevol efecte de la variable sexe.

La llum, la humitat i la temperatura també eren rigorosament controlades: 12 hores de llum - 12 hores de fosca; $T = 22^{\circ} C \pm 2^{\circ} C$; humitat del 40% al 60%.

RESULTATS

A la Taula III s'indiquen les mitjanes, desviacions estàndard i coeficients de variació, en les generacions successives de les dues línies (deambuladores altes i deambuladores baixes).

Tal com era d'esperar, la diferència al llarg de les generacions, en deambulació, en la línia de deambulació alta, és significativa entre totes les generacions $F_2 > F_1 > P$ ($P < 0.05$).

En la Taula IV es mostren les proves Duncan, que indiquen si hi ha o no diferències significatives entre aquelles mitjanes. Tanmateix, per la línia de deambulació baixa, l'evolució no és l'esperada (disminució de la mitjana) sinó que s'observa que descendeix significativament de la generació P a la F_1 i torna a pujar en la F_2 (Taula IV i Fig. 1 i 2).

Aquests resultats es repeteixen quan analitzem els resultats (\bar{x}) dels pares seleccionats (Taula V).

Pel que fa a la defecació, s'observa un augment a través de les generacions de la línia DAA (Deambulació alta); per contra, per l'altra línia, DAB (Deambulació baixa), la tendència és semblant a la mostrada per la deambulació (Taula VI, Fig. 3).

Si analitzem les evolucions de la deambulació i la defecació per sexes separats (Taula IV, Fig. 2 i Taula VI, Fig. 4, respectivament), els resultats són semblants, i són encara més rellevants per a les femelles, en general.

Un MANOVA (Taula VII) entre les variables: generació, sexe, deambulació (DA) i defecació (DF), ens posa en relleu com juga cadascuna d'aquestes variables, i quines són les seves interaccions. La deambulació

TAULA III

MESURES DE DEAMBULACIÓ EN LES SUCCESSIVES GENERACIONS: \bar{X} , S.D. i C.V.

Generació	Mascles			Femelles			Mascles + Femelles												
	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	C.V.									
Pre-paterna	9	108.89	33.91	17	126.71	46.85	26	120.54	43.65										
Paterna	26	121.03	46.57	37	127.7	43.49	63	124.95	44.54	36									
Línia Deam. Alta (DAA)											Línia Deam. Baixa (DAB)								
Mascles			Femelles			Mascles + Femelles					Mascles			Femelles			Mascles + Femelles		
N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	C.V.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	C.V.
F ₁	19	157.05	42.38	26	153.88	20.23	45	155.22	31.14	20	24	78.25	18.33	22	92.4	18.3646	85.2	19.5	23
F ₂	27	175.7	34.8	20	198.15	34.86	47	185.25	36.23	20	33	102.45	18.76	24	128.0	23.1957	113.2	24.16	21

TAULA IV

PROVES DUNCAN ENTRE LES \bar{X} DE DEAMBULACIÓ EN LES SUCCESSIVES GENERACIONS

		P	F ₁	F ₂	
Deam. Alta (DAA)	Mascles	121.03	157.05	157.7	F = 11.84 (P < 0.00001) F ₂ F ₁ P (P < 0.05)
	Femelles	127.7	153.88	198.15	F = 25.42 (P < 0.00001) F ₂ F ₁ P (P < 0.05)
	Mas. + Fem.	124.95	155.22	185.26	F = 33.126 (P < 0.00001) F ₂ F ₁ P (P < 0.05)
Deam. Baixa (DAB)	Mascles	121.03	78.25	102.45	F = 12.523 (P < 0.00001) P F ₂ F ₁ (P < 0.05)
	Femelles	127.7	92.4	128.0	F = 9.263 (P < 0.0002) F ₂ P F ₁ (P < 0.05)
	Mas. + Fem.	124.95	85.02	113.2	F = 20.45 (P < 0.00001) P F ₂ F ₁ (P < 0.05)

va augmentant a cada generació (P < 0.0001) i en les femelles més que en els mascles (P < 0.012). La defecació augmenta al llarg de les generacions, també de forma significativa (P < 0.048), mentre que el sexe no és una variable diferenciadora en la defecació. Finalment, la interacció DA × DF, en les variables sexe i generacions, és significativa per la potència de la variable DA.

La variabilitat en les puntuacions de DA tendeix a disminuir a través de les successives generacions: vegeu el Coeficient de Variació (C.V.) de la Taula III.

La Taula VIII mostra les correlacions entre DA i DF, que són totes no significatives, excepte en la generació P.

Per altra banda, les correlacions de les variables del CO amb el pes són pràcticament totes no significatives, i en cas de ser significatives, són negatives, com caldria esperar.

Finalment, el valor reproductiu es manté en les successives generacions (Taula IX) i no hi ha diferència entre el valor reproductiu de les dues línies seleccionades.

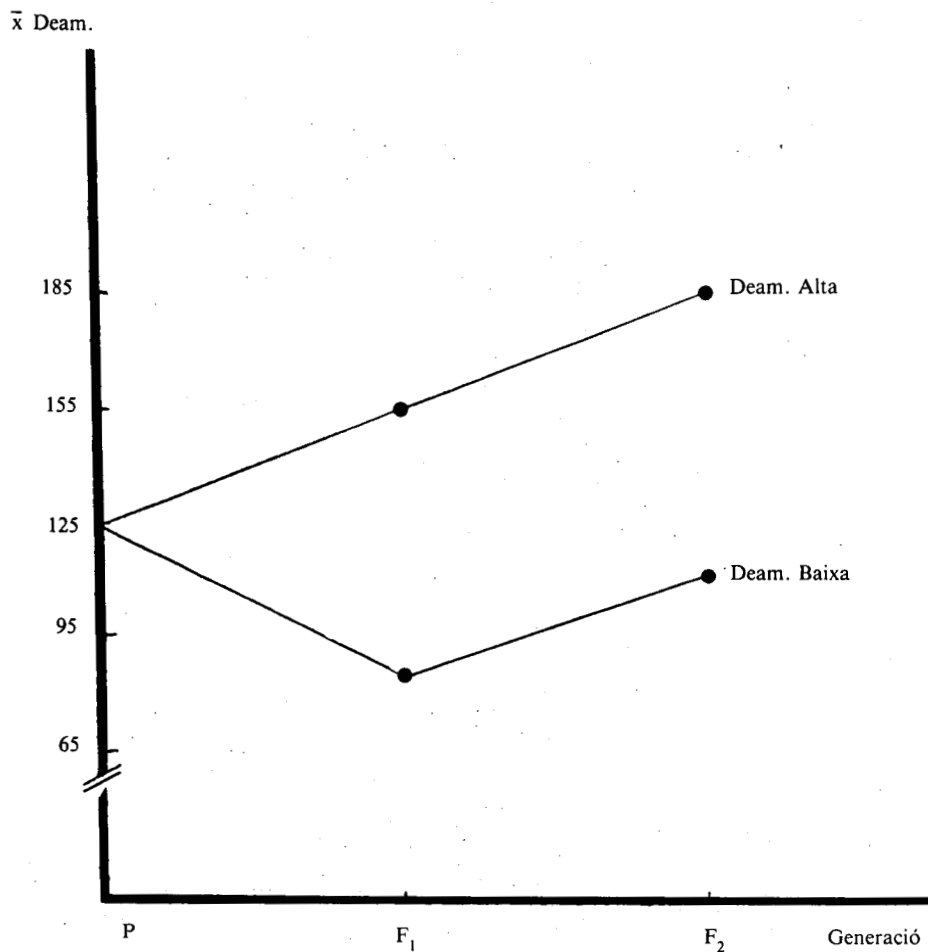


Figura 1. Resultat de la manipulació genètica en les generacions successives (mascles i femelles conjuntament).

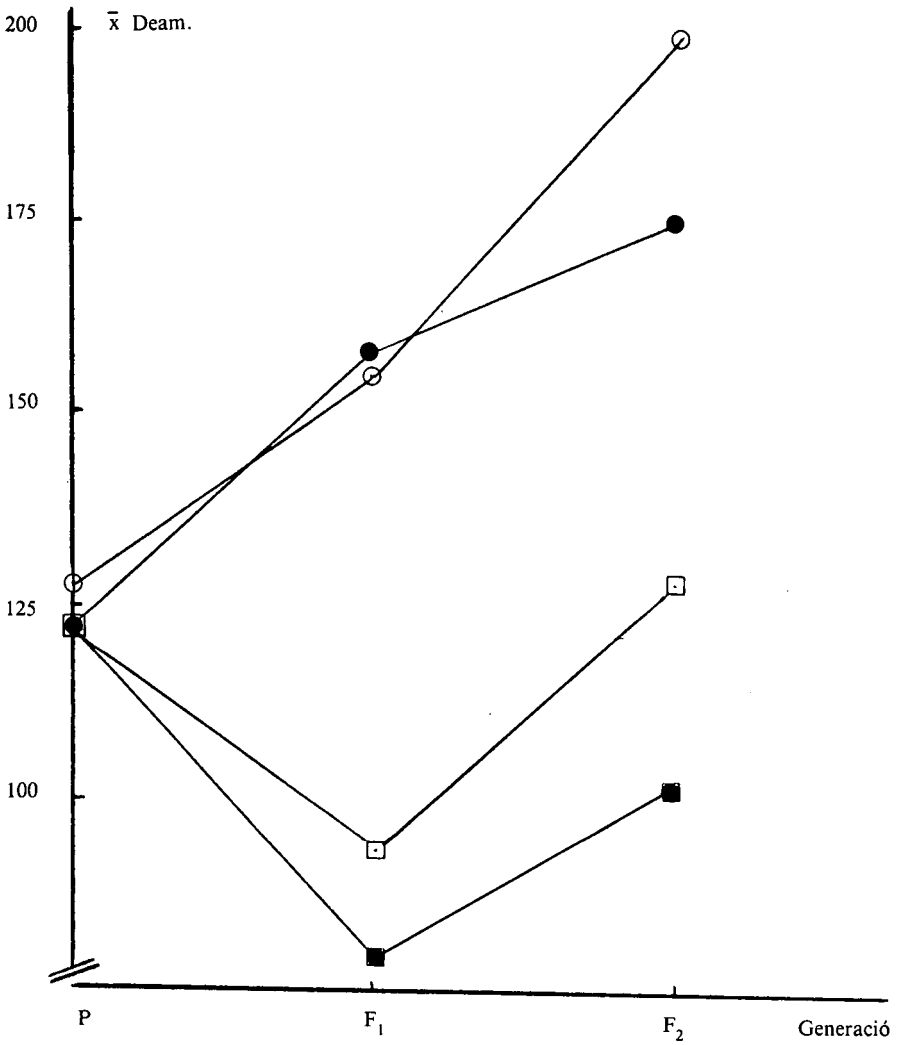


Figura 2. Resultat de la manipulació genètica en cada sexe.

- ■ mascles Deam. Baixa
- □ felles Deam. Baixa
- ● mascles Deam. Alta
- ○ felles Deam. Alta

TAULA V

MITJANES I S.D. DELS PROGENITORS SELECCIONATS PER OBTENIR LES SUCCESSIVES GENERACIONS

Generació	Línia DAA						Línia DAB					
	Mascles		Femelles		Mas. + Fem.		Mascles		Femelles		Mas. + Fem.	
	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.	\bar{x}	S.D.
Paterna	170.8	26.83	178.3	36.75	174.55	31.55	79.7	22.34	77.9	13.09	78.8	17.84
F ₁	188.6	34.72	174.1	18.03	181.35	27.94	61.2	8.08	77.8	15.05	69.5	14.52
F ₂	210.2	34.44	228.1	23.32	219.15	30.07	80.5	6.6	104.9	15.74	92.7	17.17

DISCUSSIÓ

La manipulació genètica (selecció dels subjectes de cada generació amb puntuacions extremes de deambulació) aplicada ha provocat un potenciament de la característica deambulació alta, d'una generació a la següent, a la vegada que s'observa també una relativa disminució de la variabilitat en aquesta línia. Tanmateix, el progrés que esperàvem obtenir per la característica de baixa deambulació, és a dir, el fet que en les generacions successives la mitjana de deambulació anés disminuint, no s'ha observat en general: només hi ha una disminució des de la generació P fins a la F₁, però en la F₂ augmenta en lloc de disminuir.

Aquest no progrés en la població de rates amb deambulació baixa és potser explicable pel fet que els progenitors seleccionats de la F₁ per a donar la F₂ han estat seleccionats d'entre tota la F₁, i no per línies separades. Tanmateix, les rates de la línia DAA han estat obtingudes de la mateixa manera i, en canvi, mostren un progrés clar.

BROADHURST (1960) trobà una preponderància de gens dominants entre els gens que controlarien la característica deambulació baixa, ja que el component de dominància era significatiu però negatiu. Cal remarcar, com ho fa Broadhurst, que l'efecte dels gens dominants no és necessàriament incrementar l'expressió del tret i el dels recessius disminuir-la, i que en un sistema poligènic la semblança de la F₁ a la generació P no implica necessàriament la presència de dominants en la població. Pel que fa a l'hereditat dedueix, d'aquest mateix estudi biomètric a partir de les dades de la cria selectiva, que és alta per a la defecació i moderada per a la deambulació. Si això fos així, voldria dir que aquells

TAULA VI

MESURES DE DEFECACIÓ EN LES SUCCESSIVES GENERACIONS: \bar{X} , S.D.

	Mascles			Femelles			Mascles + Femelles											
	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	C.V.								
Pre-paterna	9	21,33	4,76	17	7,88	6,41	26	12,54	8,69									
Paterna	26	9,50	7,46	37	10,51	6,93	63	10,09	7,11									
Línia Deam. Alta (DAA)									Línia Deam. Baixa (DAB)									
Mascles			Femelles			Mascles + Femelles			Mascles			Femelles			Mascles + Femelles			
	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.	N	\bar{x}	S.D.
F ₁	19	13,95	8,25	26	10,73	7,79	45	12,09	8,06	24	11,13	5,70	22	8,46	8,12	46	9,85	7,01
F ₂	27	14,74	8,56	20	11,30	8,75	47	13,28	8,72	33	13,88	7,68	24	12,0	9,27	57	13,09	8,36

gens dominants tindrien un grau de penetrància baix, a causa d'interaccions epistàtiques, amb la qual cosa aquests gens que controlen nivells baixos de deambulació no es manifestarien. La variància del tret deambulació baixa seria fonamentalment causada per factors genètics no additius (interacció epistàtica i dominància), motiu pel qual la selecció és difícil d'aconseguir. En canvi, pel que fa a la característica deambulació alta, la variància seria causada fonamentalment per la variació genètica additiva, essent, per tant, possible la potenciació d'aquest fenotip per selecció artificial.

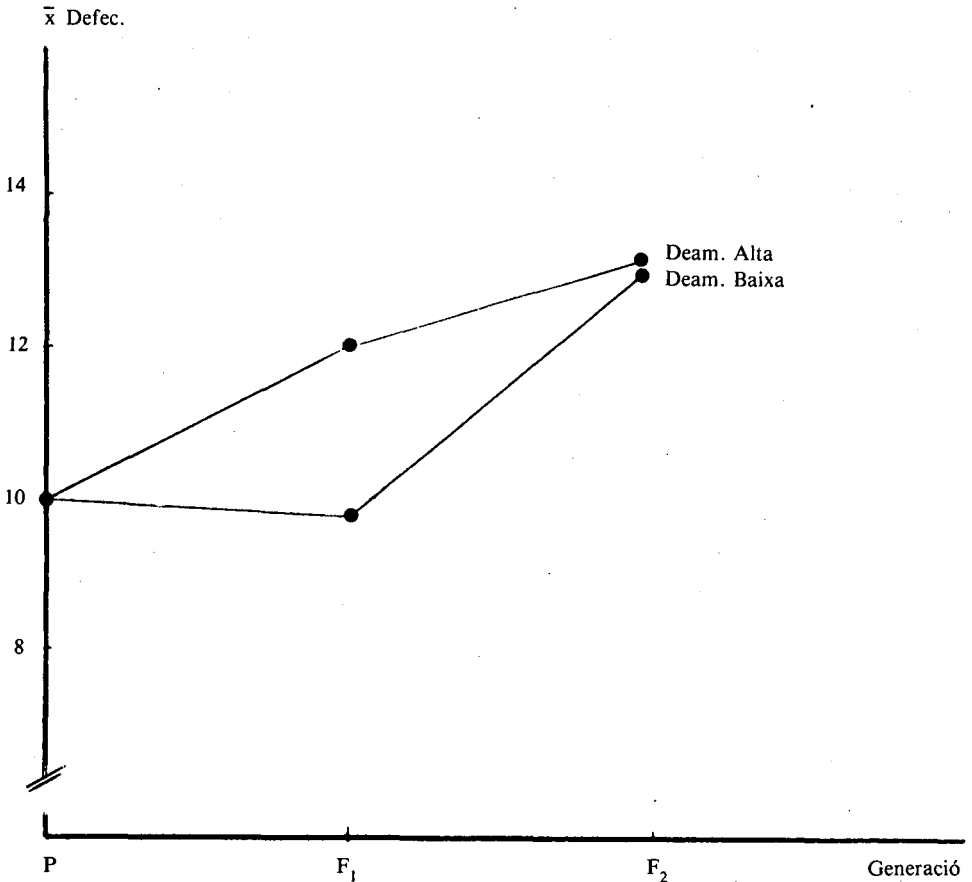


Figura 3. Resultat de la manipulació genètica sobre la variable Defecació.

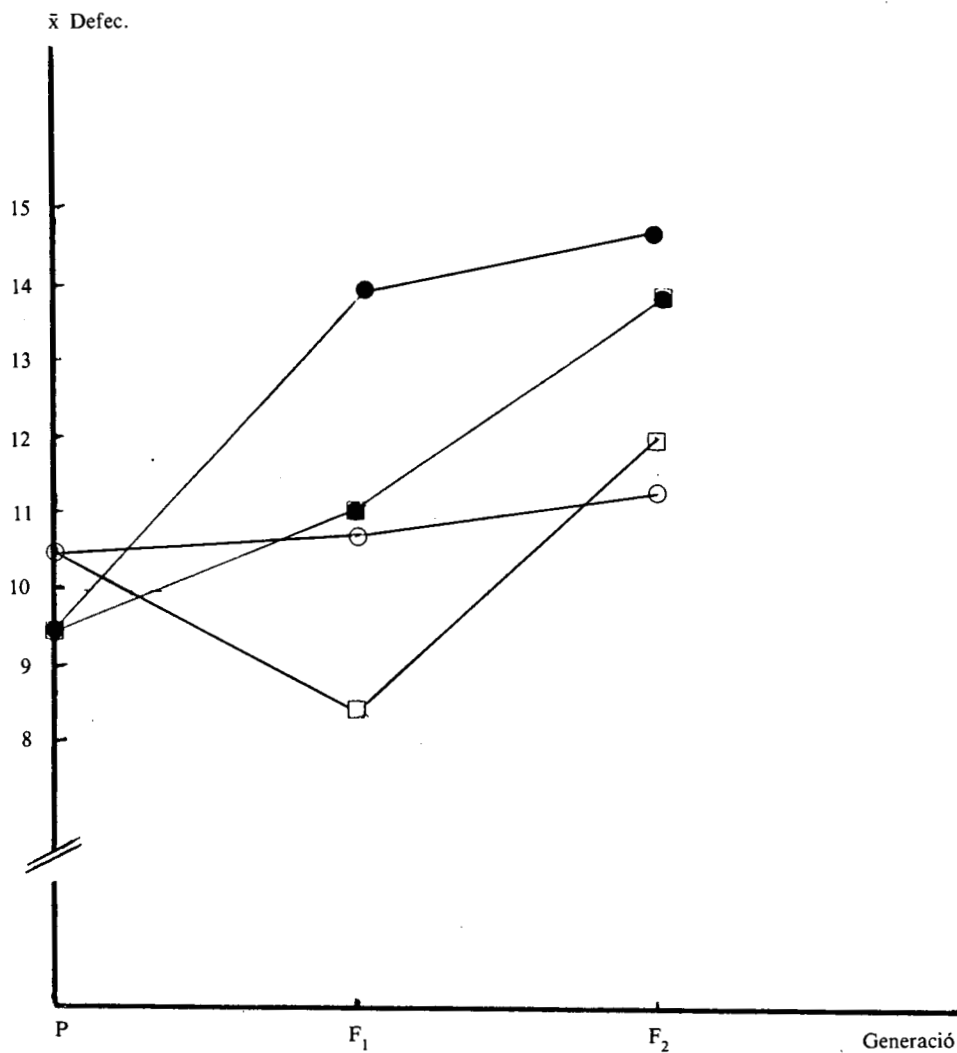


Figura 4. Resultat de la manipulació genètica sobre la Defecació, en cada sexe.

- ● mascles Deam. Alta
- ○ femelles Deam. Alta
- ■ mascles Deam. Baixa
- □ femelles Deam. Baixa

TAULA VII
MANOVA ENTRE LES VARIABLES GENERACIÓ, SEXE,
DEAMBULACIÓ I DEFECACIÓ

Interacció Generació × Sexe	
Deambulació × Defecació	N.S.
Deambulació	N.S.
Defecació	N.S.
Sexe	
Deambulació × Defecació	0.014
Deambulació	0.012
Defecació	N.S.
Generacions	
Deambulació × Defecació	0.0001
Deambulació	0.0001
Defecació	0.048

BROADHURST (1960) analitzà també les propietats de sis soques pures i de llurs F_1 fruit dels creuaments recíprocs (*diallel cross*), i dels resultats dedueix que, contràriament al que havia establert en l'anàlisi de les dades de la cria selectiva, els gens que controlen la deambulació tenen un grau de dominància baix i una hereditat relativament alta, i els que controlen la defecació tenen un grau major de dominància i una hereditat menor, ja que intervenen més components no heretables.

TAULA VIII
CORRELACIONS DEAMBULACIÓ × DEFECACIÓ A CADA GENERACIÓ I A
LES DUES LÍNIES DE DEAMBULACIÓ

Generació	Línia	r	p
Paterna	...	-0.2292	0.05
F_1	deam. alta	0.0637	N.S.
	deam. baixa	-0.1027	N.S.
F_2	deam. alta	0.0464	N.S.
	deam. baixa	0.0186	N.S.

TAULA IX

EFFECTES DE LA SELECCIÓ EN FERTILITAT, \bar{x} DESCEDENTS, PES,
EN LES DUES LÍNIES

Generació	Línia	% de parelles que donen descend.	t apar.-part. (dies)	\bar{x} desc./ ventr.	% nascuts morts	\bar{x} pes (CO)	
						Mas.	Fem.
Paterna	DAA	80	23.9	6	0	325.4 (29.3)	214.9 (27.6)
	DAB	80	25.3	6.2	0	324.3 (29.6)	204.3 (12.4)
F ₁	DAA	90	25.4	7.7	0	335.5 (31.5)	225.5 (19.9)
	DAB	70	26.42	6.9	0	345.8 (41.6)	209.0 (9.9)
F ₂	DAA	80	25.62	7.0	0	334.6 (65.4)	198.5 (26.01)
	DAB	80	25.91	6.8	0	320.9 (46.6)	221.0 (41.9)

Calen, doncs, estudis posteriors que aclareixin les característiques dels gens que controlen aquesta característica. El nostre treball no tenia aquest objectiu, les dades de les anàlisis genètiques d'en Broadhurst han estat comentades per tal de trobar alguna explicació als nostres resultats de progressió, en els valors de deambulació, en una de les línies (DAA) però no en l'altra (DAB). L'interès principal del nostre treball és fer evident la independència de la deambulació i la defecació en un Camp Obert poc atemoridor, independència aquesta que si bé ha estat confirmada en molts treballs (molts d'ells duts a terme en el nostre laboratori), aquests no incloïen una manipulació genètica d'una de les dues característiques (deambulació) i seguiment paral·lel de l'altra (defecació).

L'evolució de la defecació segueix el mateix sentit que la deambulació, encara que d'una manera menys accentuada: el MANOVA de la Taula VII indica que és només la variable deambulació la que varia d'una forma important i significativa a través de les generacions, la qual cosa és d'esperar perquè la manipulació genètica es feia segons a les puntuacions de deambulació. D'altra banda, la interacció de la deambulació amb la defecació és tan significativa com ho és la intervenció de la deambulació, la qual cosa vol dir que l'efecte de la defecació queda absorbit pel de la deambulació, i que aquestes són dues variables inde-

pendents. Les correlacions entre aquestes variables ens indiquen novament aquesta independència.

Les puntuacions de deambulació són sempre superiors en les femelles. Treballs anteriors (BLIZARD i DENEFF, 1973; BLIZARD, LIPPMAN i CHEN, 1975; GENTRY i WADE, 1976) han demostrat les influències hormonals en aquestes diferències de deambulació entre sexes: els estrògens augmentarien l'activitat/exploració i els andrògens al revés. Tanmateix, com que en la interacció generació \times sexe, la variable deambulació no és significativa (Taula VII), podem concloure que en l'augment de deambulació al llarg de les generacions no hi intervé la variable sexe. A més, això voldria dir, també, que els efectes de la variable deambulació al llarg de les generacions i els de la deambulació en la variable sexe (ambdós efectes significatius) són sumatoris però no interactius, donada la no significació de la deambulació en la interacció generació \times sexe.

Pel que fa a la defecació, les femelles mostren puntuacions inferiors als mascles, però les diferències no són significatives. Aquesta tendència va en el mateix sentit d'altres treballs que es troben en la literatura (SLATER i BLIZARD, 1976; KOOS, BOGERS i VAN STOLCK, 1981).

Si la manipulació genètica hagués implicat fer encreuaments consanguinis (de germà \times germana, o entre subjectes emparentats) la fertilitat hauria anat disminuint, per depressió endogàmica, com li va succeir a BROADHURST (1960). En el nostre cas, la fertilitat s'ha mantingut constant en les poques generacions obtingudes i, a més, no hi ha diferències entre les dues línies.

Les principals conclusions que podem deduir dels nostres resultats són: 1) Que la manipulació genètica ha tingut efecte en la línia deambuladora alta, però els resultats no són clars per la línia deambuladora baixa. 2) La deambulació i la defecació en un camp obert poc atemoridor són dues mesures independents.

Bibliografia

- BLIZARD, D. i DENEFF, C., 1973, «Neonatal androgen effects on Open-Field activity and sexual behavior in the female rat: The modifying influence of ovarian secretions during development», *Physiological Behavior* 11, pp. 65-69.
- BLIZARD, D.A., LIPPMAN, H.R. i CHEN, J.J., 1975, «Sex differences in Open-Field behavior in the rat: The inductive and activational role of gonadal hormones», *Physiological Behavior* 14, pp. 601-608.

- BROADHURST, P.L., 1957, «Determinants of emotionality of the rat I. Situational factors», *British Journal of Psychology* 48, pp. 1-12.
- , 1960, «Applications of biometrical genetics to the inheritance of behaviour», dins H.J. EYSENK (ed.), *Experiments in Personality I. Psychopharmacology*, Routledge and Kegan Paul Ltd, Londres.
- , 1966, «Behavioral inheritance: Past and present», *Conditional Reflex* 1, pp. 3-15.
- , 1969, «Psychogenetics of emotionality in the rat», *Annals of the New York Academy of Science* 159, pp. 806-824.
- , 1975, «The Maudsley Reactive and Nonreactive strains of rats: A survey», *Behavior Genetics* 5, pp. 299-319.
- CARR, R.M. i WILLIAMS, C.D., 1957, «Exploratory Behavior of three strains of rats», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 50, pp. 621-623.
- COBURN, C.A., 1922, «Heredity of wildness and savageness in mice», *Behavior Monographs* 4, pp. 1-17.
- DE FRIES, J.C., GERVAIS, M.C. i THOMAS, E.A., 1978, «Response to 30 generations of selection for Open-Field activity in laboratory mice», *Behavior Genetics* 8, pp. 3-13.
- GENTRY, R.T. i WADE, G.N., 1976, «Sex differences in sensitivity of food intake, body weight and running wheel activity to ovarian steroids in rats», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 90, pp. 747-754.
- GRAY, J.A., 1979 «Emotionality in male and female rodents: A reply to Archer», *British Journal of Psychology* 70, pp. 425-440.
- HALL, C.S., 1938, «The inheritance of emotionality», *Sigma Xi Quarterly* 26, pp. 17-27.
- , 1940, «The inheritance of emotionality in the rat», *Psychological Bulletin* 37, p. 432 (Abstract).
- , 1941, «Temperament: a survey of animal studies», *Psychological Bulletin* 38, pp. 904-943.
- , 1951, «The genetics of behavior», dins S.S. STEVENS (ed.), *Handbook of Experimental Psychology*, Wiley, Nova York.
- HARRINGTON, G.M., 1972, «Strain differences in Open-Field behavior of the rat», *Psychonomic Science* 27, pp. 51-53.
- KOOS, S.A., BOGERS, H. i VAN STOLCK, M.A., 1981, «Effects of gonadectomy and exogenous gonadal steroids on sex differences in Open-Field behaviour of adult rats», *Behavioral Brain Research* 2 (3), pp. 347-362.
- PLOMIN, R., DE FRIES, J.C. i MC CLEARN, G.E., 1980, *Behavioral Genetics: A primer*, W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- ROYCE, J.R., 1977, «On the construct validity of Open-Field measures», *Psychological Bulletin* 84, pp. 1098-1106.
- SLATER, J. i BLIZARD, D.A., 1976, «A reevaluation of the relation between

- strogen and emotionality in female rats», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 90, pp. 755-764.
- SOUMI, S.J., 1983, «Models of depression in primates», *Psychological Medicine* 13, pp. 465-468.
- THOMPSON, W.R. i FULLER, J.L., 1957, «The inheritance of activity in the mouse», *American Psychologist* 12, p. 433 (Abstract).
- WHIMBEY, A.E. i DENENBERG, V.M., 1967, «Two independent behavioral dimensions in Open-Field performances», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 63, pp. 500-504.
- ZUCKERMAN, M., 1984, «Sensation Seeking: A comparative approach to a human trait», *The Behavioral and Brain Sciences* 7 (3), pp. 413-471.